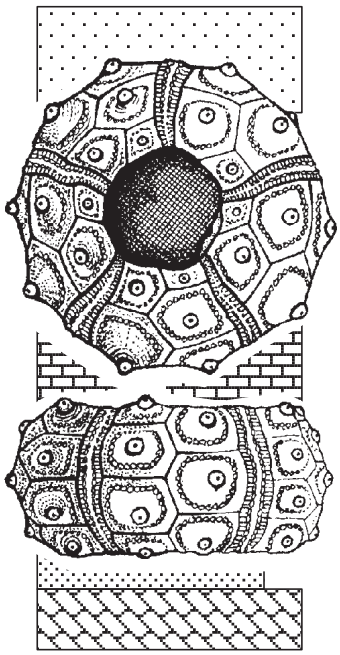

Cidaris

Revista Ilicitana de Paleontología y Mineralogía

Referencia a este artículo:
Zamora, S. (2010): Equinodermos del Cámbrico: planes corporales, paleoecología y registro fósil en España. En: Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V. (coords). *Cidaris*, **número 30**, VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, volumen de actas, 37-47.

Núm. 30
2010

GC MUPE

VIII EJIP

ENCISO - LA RIOJA

VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología
VOLUMEN DE ACTAS

Grupo Cultural Paleontológico de Elche

GRUPO CULTURAL PALEONTOLÓGICO DE ELCHE

EQUINODERMOS DEL CÁMBRICO: PLANES CORPORALES, PALEOECOLOGÍA Y REGISTRO FÓSIL EN ESPAÑA

CAMBRIAN ECHINODERMS: BODY PLANS, PALAEOECOLOGY AND FOSSIL RECORD FROM SPAIN

Samuel Zamora

Museo de Paleontología-IUCA, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España; samuel@unizar.es

RESUMEN

En este trabajo se describen los planes corporales de los grupos de equinodermos cámbricos. Los cincta tienen forma de raqueta, uno o dos surcos alimenticios y un opérculo anterior. Los tenocistoideos presentan dos surcos alimenticios y su simetría es casi bilateral. Los estilóforos muestran una teca muy asimétrica y un solo apéndice muy problemático en su interpretación. Los solutos son muy asimétricos y presentan dos apéndices, un brazo anterior y un pedúnculo posterior. Los helicoplacoideos tienen tres ambulacros, que con el resto del cuerpo se enrollan formando un helicoide. Por último los edrioasteroideos y eocrinoideos, son los grupos más antiguos en desarrollar una simetría pentarradiada imperfecta. La mayoría de los carpoideos son formas libres con poca o reducida capacidad locomotora, por el contrario edrioasteroideos, eocrinoideos y helicoplacoideos son todos sésiles, y se fijaban a restos de conchas, al sustrato o introduciendo parte de la teca en el sedimento. Hasta cinco de estos grupos están representados en el Cámbrico de España proporcionando el registro más completo de Gondwana.

Palabras clave: Equinodermos, Cámbrico, Gondwana, España, enigmático.

ABSTRACT

This paper describes the body plans of Cambrian echinoderms. Cinctans are racket shaped asymmetric animals, with an opercular plate and one or two food grooves resting in the anterior part of the theca. Ctenocystoids are nearly bilateral echinoderms with a pair of food grooves covered with a specialized apparatus, the ctenidum. Stylophorans show a very asymmetric theca and a single tripartite appendage, which interpretation is very controversial. Solutes are unique having a single erect arm and a posterior appendage. Helicoplacoids are spirally plated animals with three ambulacra. Edrioasteroids and eocrinoids are among the first echinoderms developing pseudo five-fold symmetry. All carpoid groups are free living forms with reduced mobility, for contrast edrioasteroids, helicoplacoids and eocrinoids are obligate sticked or attached forms. Up to five of these groups are recorded in the Cambrian of Spain providing the most complete record from Gondwana.

Keywords: Echinoderms, Cambrian, Gondwana, Spain, enigmatic.

1. INTRODUCCIÓN

El hallazgo de fósiles de equinodermos en el Cámbrico de España se remonta a finales del siglo XIX cuando Prado, Verneuil y Barrande (1860) describieron unos carpoideos[1] del grupo de los cincta encontrados en la Cordillera Cantábrica (Fig. 1). Desde entonces se han hecho numerosos hallazgos y los fósiles de equinodermos de esta edad se distribuyen en numerosas localidades de la Zona Cantábrica, Cadenas Ibéricas, Sierra de la Demanda y Ossa Morena.

Los fósiles de equinodermos cámbricos son bastante raros en el registro geológico, pero en nuestro país aparece la mayor diversidad de Gondwana (Zamora, en prensa), y están registradas hasta cinco clases distintas: Cincta, Ctenocystoidea, Edrioasteroidea, Eocrinoidea y Stylophora. La morfología de estos fósiles es tremendamente extraña

[1]Los carpoideos o homalozoos son un grupo de fósiles que incluye cuatro clases distintas: Ctenocystoidea, Cincta (o Homostélea), Stylophora (con dos órdenes Cornuta + Mitrata) y Soluta (o Homoiostélea). Todos ellos son formas libres y con una teca aplanada, a veces muy asimétrica. Sólo se encuentran en rocas del Paleozoico. La interpretación de estos fósiles es muy problemática, algunos autores los consideran como grupos de equinodermos primitivos previos a la adquisición de la simetría radial, otros sin embargo consideran que son equinodermos derivados muy modificados y los relacionan con los crinoideos o los blastozoos. Una de las escuelas incluso los llegó a proponer como ancestros de diferentes grupos de cordados y equinodermos.

Figura 1. Figuración de Prado *et al.* (1860) realizada a partir de unos equinodermos pertenecientes al grupo de los cincta recogidos en rocas cámbricas de la Zona Cantábrica. Esta es la primera figuración conocida de equinodermos cámbricos españoles.

y nada se parece a la que presentan los grupos actuales. Algunos carecen de simetría radial, característica básica de los equinodermos actuales, pero su inclusión en los equinodermos está justificada por la presencia de la estructura estereómica en sus esqueletos de calcita (Bottjer *et al.*, 2006).

Uno de los principales intereses surgido en los últimos años es el de reconstruir mediante datos moleculares la filogenia de los deuteróstomos (Cameron *et al.*, 2000; Desluc *et al.*, 2006), o combinando la biología molecular con los datos morfológicos (Zeng y Swalla, 2005). Los equinodermos, como deuteróstomos, juegan un papel importante en este aspecto. La biología molecular ofrece datos importantes para saber cómo se relacionan entre sí los grupos de equinodermos actuales. El problema surge al introducir los fósiles en las filogenias moleculares, sobre todo si tenemos en cuenta que los representantes más antiguos de los clados actuales de equinodermos proceden del Ordovícico inferior (Swalla y Smith, 2008). Los cincuenta millones de años de evolución transcurridos desde los primeros equinodermos (Cámbrico inferior, 530 m. a.), hasta el origen de los clados actuales en el Ordovícico inferior, sólo pueden ser reconstruidos mediante la interpretación de los fósiles.

Los grupos de equinodermos cámbricos son morfológicamente únicos y muestran características primitivas, a veces muy controvertidas en su interpretación. Reconstruir su morfología e interpretar sus planes corporales, son cuestiones vitales para descifrar los primeros pasos en la evolución de este grupo.

En este trabajo se resumen todos los grupos de equinodermos encontrados en el Cámbrico, con especial énfasis en los hallazgos españoles. Además se aportan datos morfológicos para poder reconocerlos, se resume su paleoecología y se explica la importancia que tiene el registro fósil de nuestro país en el conocimiento de este grupo.

2. GRUPOS DE EQUINODERMOS EN EL CÁMBRICO DE ESPAÑA

Los equinodermos del Cámbrico de España pueden incluirse en cinco grandes grupos. Estos coinciden con los que propuso Sprinkle (1992) como representantes de la radiación del Cámbrico medio.

A continuación se presenta una breve descripción de estos grupos con unas indicaciones básicas sobre su anatomía y otros datos de interés.

2.1. CLASE CINCTA

Los cincta son exclusivos del Cámbrico medio. Son relativamente pequeños y con forma de raqueta (Fig. 2), con un cuerpo plano-convexo (teca) y un apéndice caudal en forma de daga (estela). La cavidad corporal está rodeada por un anillo de grandes placas marginales (cinctus) y se encuentra sellada superior e inferiormente por dos tegumentos de pequeñas placas poligonales dispuestas de manera teselada. La cavidad corporal está perforada por una serie de aberturas (ver discusión en Zamora y Smith, 2008), unas atraviesan el cinctus y otras el tegumento superior de placas (supracentralia). En la parte anterior, dos surcos asimétricos se dirigen hacia una de estas aberturas unánimemente considerada como la boca. Algunos taxones carecen de surco derecho. La principal característica de este grupo es la presencia de una gran placa en forma de opérculo que cubre la abertura anterior. Esta última abertura se conoce con el nombre de porta.

En el Cámbrico de España se han identificado especies pertenecientes a dos clados principales de cincta (Gyrocystidae y Sucocystidae) (Friedrich, 1993; Zamora y Smith, 2008; Zamora y Álvaro, en prensa), además de los géneros primitivos *Sotocinctus* y *Asturicystis* (Sdzuy, 1993). También se encuentra el cincta más antiguo conocido, *Protocinctus* procedente del Leoniense superior de las Cadenas Ibéricas (Rahman y Zamora, 2009).

2.2. CLASE EOCRINOIDEA

Los eocrinoideos son el grupo de pelmatozoos más primitivo conocido y sus fósiles se remontan al Cámbrico inferior de Norteamérica, China, España y Marruecos (Sprinkle, 1973; Durham, 1978; Donovan y Paul, 1982; Ubaghs y Vizcaïno, 1990; Clausen, 2004; Nardin, 2006; Zhao *et al.*, 2007; Hu *et al.*, 2007), y se extienden hasta el Silúrico. Los eocrinoideos son posiblemente parafil -

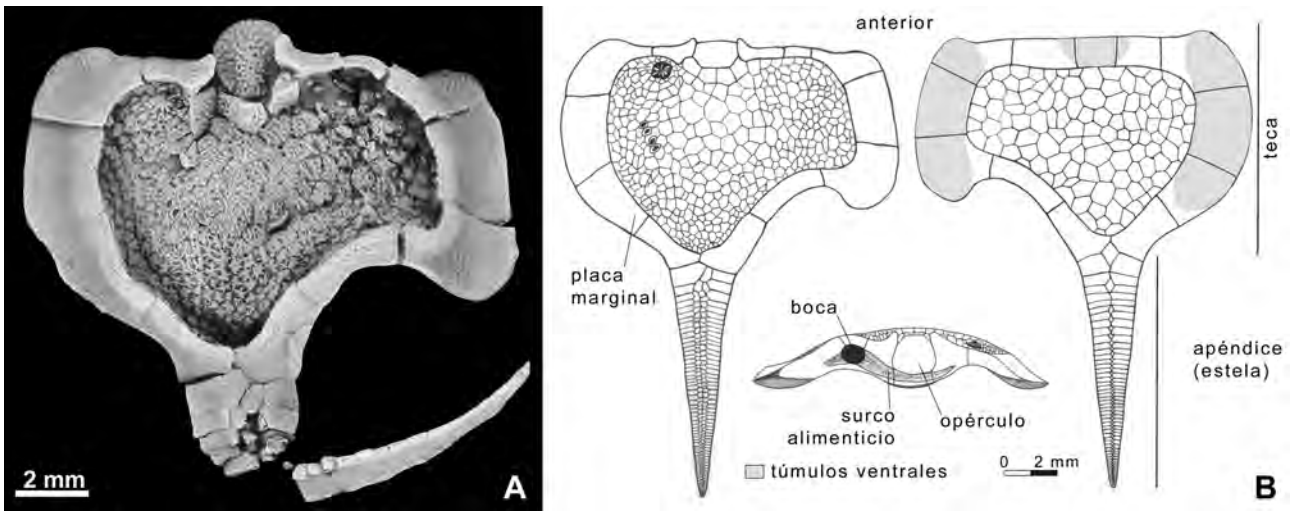

Figura 2. Clase Cincta. A. Ejemplar del cincta *Lignanicystis barriosensis* en vista dorsal, del Cámbrico medio de los Barrios de Luna (Zona Cantábrica) (MPZ2007/776). Molde de látex blanqueado con NH_4Cl. B. Reconstrucción en vistas dorsal, ventral y frontal de este taxón con indicación de las principales partes anatómicas (modificado de Zamora y Smith, 2008)

ticos y comprenden varios miembros de los cistoideos (Smith, 1984; Paul, 1988), sin embargo sigue siendo un grupo útil en las taxonomías clásicas por lo que se sigue utilizando. Las principales innovaciones evolutivas de los eocrinoideos fueron el desarrollo de apéndices exotecales (braquiolas) erguidos para la alimentación y un órgano de fijación compuesto por numerosas placas globulares que más tarde dieron lugar a tallos formados por placas columnares, y que permitieron a estos organismos elevarse sobre el sustrato para captar alimentos (Sprinkle y Collins, 2006).

El esqueleto de los eocrinoideos se compone de tres partes principales, braquiolas, teca y tallo (Fig. 3). Las braquiolas son apéndices exotecales y sirven para la filtración del agua marina y la consiguiente captura de partículas nutritivas. Estas estructuras nacen de facetas braquiolares que conectan las braquiolas con los surcos alimenticios y que a su vez convergen en la boca. Existen numerosas diferencias morfológicas entre las braquiolas de los blastozoos y los brazos de los crinoideos, por lo que su posible o no homología sigue siendo un tema muy discutido (ver resumen en Guensburg y Sprinkle, 2007). La teca forma el cuerpo principal del organismo y se compone de placas organizadas en ciclos o irregularmente dispuestas. En su interior albergaría la masa visceral. Muchos taxones presentan estructuras respiratorias simples que reciben el nombre de epispiras. El tallo, que en ocasiones está ausente, se compone de placas calcáreas y permite al organismo elevarse sobre el sustrato. En ocasiones presentan estructuras distales de fijación en forma de disco, maza o ancla.

Existen cuatro grupos de eocrinoideos en el Cámbrico de España, los más comunes son los gogidos (Ubaghs y Vizcaino, 1990; Zamora *et al.* 2009), aunque también existen grupos mucho más raros como lichenoididos, "eocistítidos" y un clado endémico de la Península Ibérica

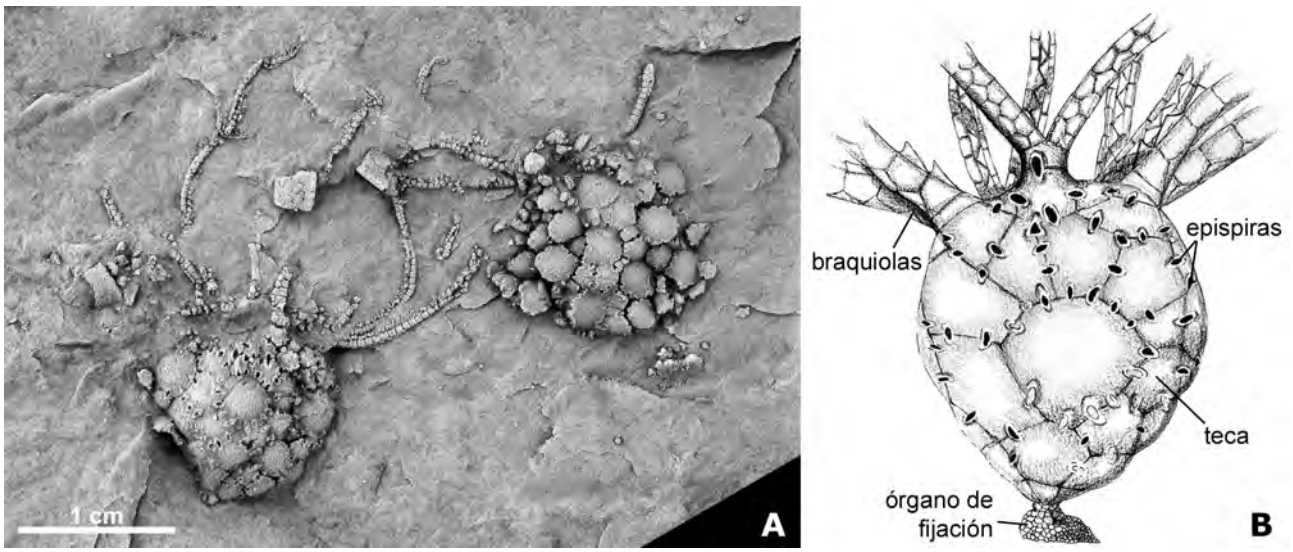

Figura 3. Clase Eocrinoidea. A. Dos ejemplares perfectamente articulados del eocrinoideo *Gogia parsleyi*, del Cámbrico medio de Purujosa (Cadenas Ibéricas) (MPZ2007/161, 162). Molde de látex blanqueado con NH_4Cl. B. Reconstrucción del mismo taxón con indicación de las partes anatómicas (tomado de Zamora *et al.* 2009).

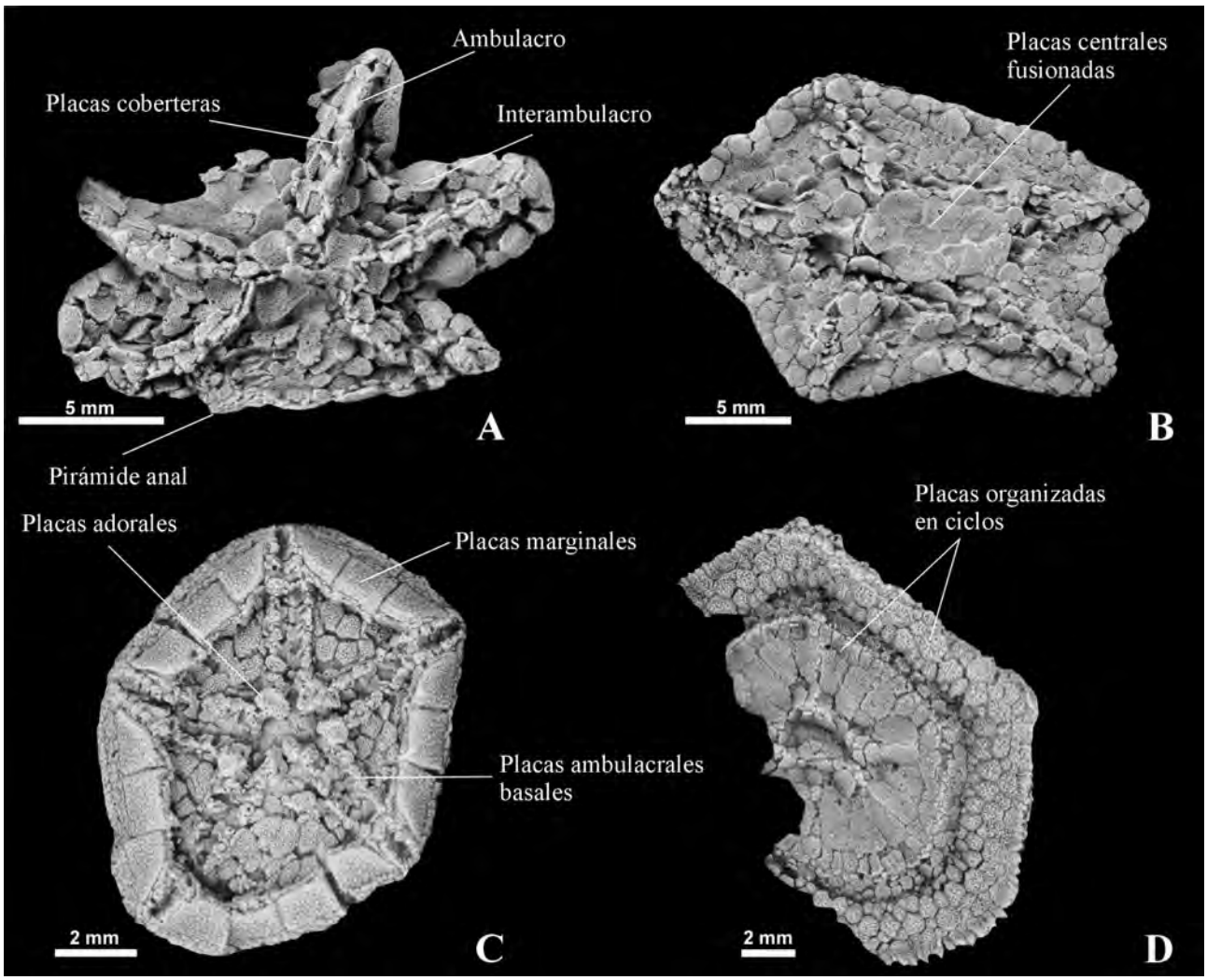

Figura 4. Clase Edrioasteroidea. Morfología general de los edrioasteroideos cámbricos. A, B. Cara adoral y aboral de un edrioasteroideo estromatocistítido, del Cámbrico medio de Murero (Cadenas Ibéricas) (MPZ2007/1890 y MPZ2007/1891a). C, D. Cara adoral y aboral de *Cambraster tastudorum*, del Cámbrico medio de Australia, (NMVP107061 y NMVP107067). Todas las fotografías son moldes de látex de ejemplares blanqueados con NH_4Cl.

constituido por el taxón *Ubaghsicystis segurae* Gil Cid y Domínguez 2002.

2.3. CLASE EDRIOASTEROIDEA

Los edrioasteroideos son un grupo de equinodermos cuyo origen se remonta al Cámbrico inferior y cuya historia evolutiva se extiende hasta el Pérmico. Durante este intervalo se conocen más de 60 géneros. La morfología de los edrioasteroideos cámbricos se diferencia ligeramente de sus descendientes por lo que este apartado está centrado principalmente en la morfología de los primeros.

La teca se divide en dos partes principales (*sensu* Smith, 1985): dorsal (parte inferior de la teca o aboral) y ventral (parte superior de la teca o adoral), que pueden ser de igual o de distinto tamaño dependiendo del género (Fig. 4). En la superficie ventral se encuentran la mayoría de las estructuras que conectan el interior de la cavidad tecal con el exterior. En ella se localizan los ambulacros, el peristoma, el ano, las espiráculas y el hidroporo/gonoporo. Se diferencian además zonas ambulacrales e interambulacrales. Los ambulacros se sitúan elevados sobre el resto de la teca **y** presentan un patrón de distribución de tipo 2-1-2 (*sensu* Sprinkle, 1973), nombrándose con letras de la A a la E. El ano se situaría entre el ambulacro C y el D, y el resto se numerarían correlativamente y según las agujas del reloj. Los ambulacros se componen de multitud de placas dispuestas en series (Fig. 5). Hay que diferenciar dos grupos de placas principales, placas coberteras (*cover plates*) y placas ambulacrales basales (*flooring plates*). La organización de los ambulacros permite diferenciar a los clados principales de edrioasteroideos.

La zona interambulacral está deprimida respecto a los ambulacros y se compone de multitud de placas ensambladas entre sí. En algunas especies, estas placas presentan espiráculas en las juntas de unión, excepto en la conexión a las placas ambulacrales, osículos marginales y las placas del periprocto (Smith, 1985). El periprocto se localiza entre los ambulacros C y D y aparece cubierto por las placas de la pirámide anal.

Las placas de la zona dorsal pueden dividirse en dos grupos, las que forman el anillo marginal, y el resto, situadas en posición central y cerradas por este anillo. Las placas de esta superficie, al contrario que en la superficie ventral nunca presentan espiráculas. En el centro se observa

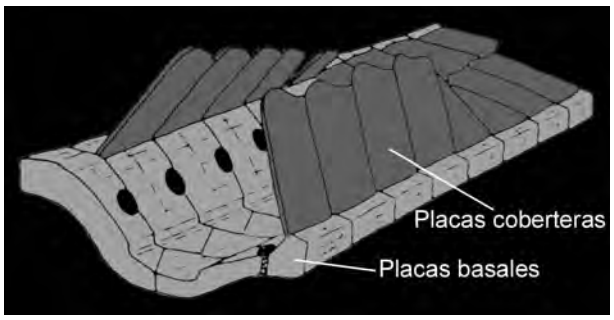

Figura 5. Estructura general del ambulacro en un edrioasteroideo edrioastérido. Modificado de Bell (1976)

en ocasiones varias placas fusionadas, constituyendo un disco de fijación.

En el Cámbrico de España aparecen representantes de tres grupos distintos de edrioasteroideos, que incluyen al género *Cambraster* (Zamora *et al.* 2007a); a los representantes más antiguos del clado de los isorófidos (Zamora y Smith, en revisión) y a los estromatocistítidos (*Stromatocystites* y formas afines).

2.4. CLASE STYLOPHORA

Los estilóforos son el grupo de equinodermos más controvertido que existe (ver un resumen en Ruta, 1999). El registro fósil de este grupo se extiende hasta el Carbonífero e incluye a dos órdenes, Cornuta y Mitrata. Sólo los primeros aparecen en el Cámbrico. Su esqueleto se compone de dos partes (Fig. 6), la teca y un apéndice. Las discrepancias sobre este grupo radican en las diferentes interpretaciones que existen sobre la funcionalidad del apéndice y de las distintas aberturas de la teca. Atendiendo a esto, los estilóforos se orientan con la teca en posición anterior y el apéndice en la posterior (Philip, 1979; Smith, 2005), o viceversa (Ubaghs, 1968; Lefebvre, 2003). La teca presenta una morfología muy variada, pero a grandes rasgos es asimétrica o con tendencia a la simetría bilateral (Lefebvre, 2003). El apéndice posterior está formado por tres partes, una proximal y muy flexible, que está constituida por series de placas imbricadas, una media formada por una placa especializada llamada estilocono y otra distal formada por una serie de placas en una disposición uniseriada, que se cierran por series de placas más pequeñas. En este trabajo se considera el apéndice como una estructura relacionada con el movimiento del organismo (*sensu* Clausen y Smith 2005; Rahman *et al.*, 2009). Respecto a la orientación de los estilóforos se sigue a Philip (1979) y Smith (2005), donde la teca se situaría en posición anterior, donde estaría la boca. Los poros o aberturas situadas a la izquierda de la teca serían considerados como estructuras de salida de una faringe interna. El apéndice sería una estructura posterior.

En el Cámbrico de España se han encontrado representantes de dos clados principales pertenecientes al orden Cornuta: ceratocístidos y coturnocístidos. Su estudio es muy incipiente y será abordado en los próximos años.

2.5. CLASE CTENOCYSTOIDEA

Los tenocistoideos son un grupo de carpoideos cuyos fósiles se descubrieron relativamente tarde en la historia del estudio de los equinodermos (Robison y Sprinkle, 1969). Son exclusivos del Cámbrico medio. Presentan una teca aplanada en sentido dorso-ventral rodeada de placas marginales (Fig. 7). Dos tegumentos de pequeñas placas cubren la cavidad corporal. Hasta aquí su plan corporal no es muy diferente al de los cincta. Sin embargo, los tenocistoideos presentan algunas novedades morfológicas, como la ausencia de apéndice y la presencia de un órgano alimenticio único, el aparato tenoidal. Esta estructura se conserva especialmente bien en *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle 1969. Se compone de una placa central (supra-oral), de la que irradian hacia izquierda y derecha series de placas tenoidales. Ventralmente las placas marginales están modificadas en su parte anterior, donde desarrollan una prolongación espinosa que cierra el aparato tenoidal. Estos organismos presentan una simetría casi bilateral. El trabajo reciente de Rahman y Clausen (2009) aporta datos muy relevantes sobre la paleobiología de este grupo.

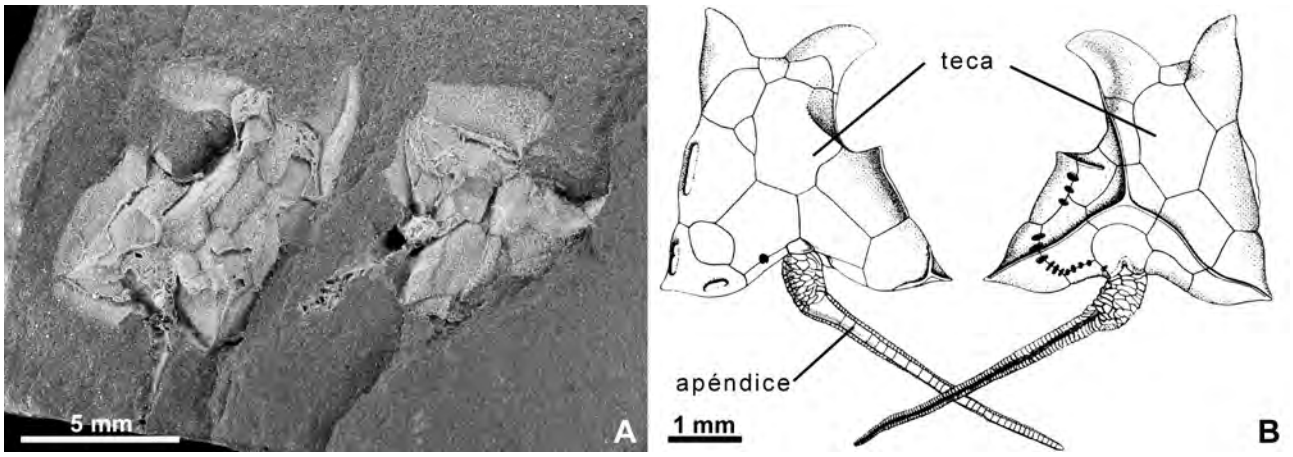

Figura 6. Clase Stylophora. A. Dos ejemplares del estilóforo *Ceratocystis* sp., procedentes del Cámbrico medio de Purujosa (Cadenas Ibéricas) (MPZ2009/167-168). B. Morfología general de un estilóforo con indicación de las partes anatómicas. Modificado de Ubaghs (1967)

Los fósiles de tenocistoideos son muy raros en el Cámbrico de España, aún así se han encontrado algunos ejemplares que muestran una morfología única, lo que sugiere su inclusión en un clado diferente a todos los descritos hasta la fecha (Fig. 7).

3. GRUPOS AUSENTES EN EL CÁMBRICO DE ESPAÑA

Existen dos clados de equinodermos que todavía no se han encontrado en el Cámbrico de España. El primero son los solutos, que de momento y durante el Cámbrico medio, permanecen endémicos de Norte América. El segundo grupo son los helicoplacoideos, que también son endémicos de Norte América y que sólo se reconocen en el Cámbrico inferior.

3.1. CLASE SOLUTA

Conocidos también como homoiosteleos, los solutos son un grupo de equinodermos relativamente grandes (hasta varios centímetros) que durante el Cámbrico permanecieron endémicos de Norte América. Durante el Ordovícico este grupo se vuelve más cosmopolita y sus fósiles se encuentran hasta el Devónico.

Su cuerpo se divide en tres partes principales (Fig. 8): un brazo anterior, un cuerpo irregular de contorno ovalado o triangular formado por placas teseladas irregularmente dispuestas y un apéndice tripartido. La construcción del brazo anterior es muy similar a la que muestran muchos grupos de blastozoos, con placa basales biseriadas cubiertas por placas coberteras. La parte anterior del apéndice posterior lo componen numerosas placas imbricadas y es muy flex - ble. Una parte intermedia, que es asimétrica, da paso a la región distal cuya construcción es también asimétrica y mucho más rígida que la parte proximal (Daley, 1995).

Los géneros *Castericystis* Ubaghs y Robison, 1985 y *Coleicarpus* Daley, 1996, son algunos ejemplos de este grupo procedentes del Cámbrico medio de Norte América.

3.2. CLASE HELICOPLACOIDEA

Los helicoplacoideos son uno de los grupos más extraños de equinodermos que existe. Sus fósiles se conocen sólo en el Cámbrico inferior de Norte América. El esqueleto de los helicoplacoideos se compone de series de placas enrolladas en forma de helicoide (Fig. 9). Sólo presentan tres ambulacros y el peristoma se sitúa en un lateral del cuerpo. Este grupo ha permanecido durante años poco conocido desde un punto de vista morfológico hasta el excelente trabajo de Sprinkle y Willbur (2005).

El número de especies y géneros ha sido recientemente reducido (Wilbur, 2006) y actualmente sólo existen tres géneros, *Helicoplacus* Durham y Caster, 1963, *Waucobella* Durham, 1967 y *Polyplacus* Durham, 1967, cuyas principales diferencias radican en la construcción de los ambulacros (Fig. 9).

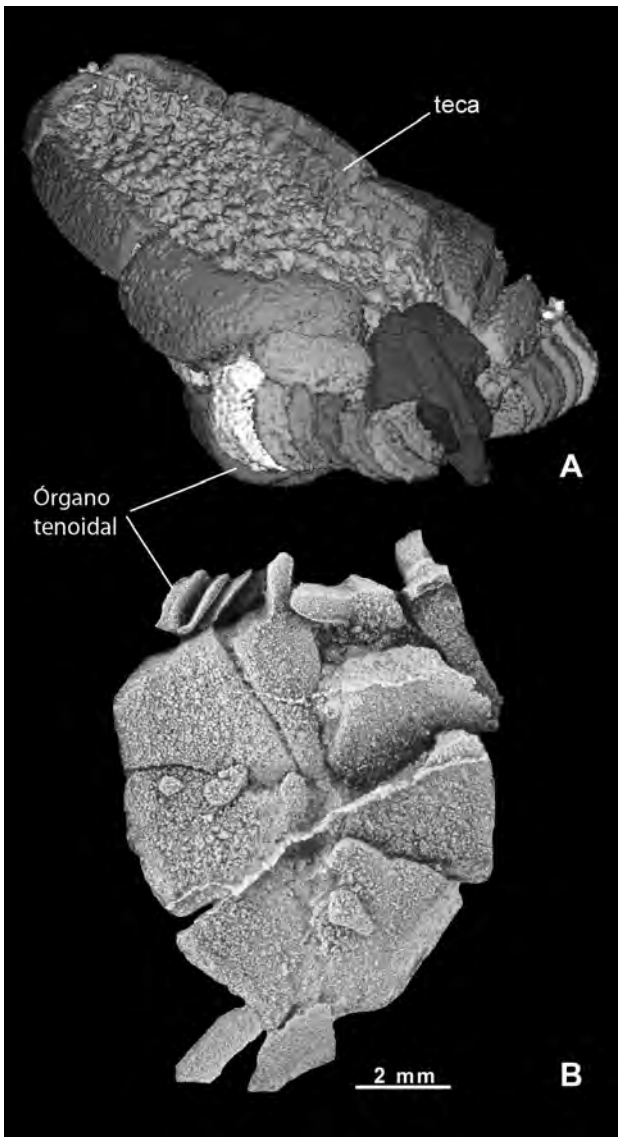

Figura 7. Clase Ctenocystoidea. A. Tomografía del tenocistoideo *Ctenocystis utahensis* (Cámbrico medio, Norte América), donde se observa el aparato tenoidal en la parte frontal (NHM EE 8264). Cortesía del Dr. Rahman (Manchester University). B. Tenocistoideo en vista ventral del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas, donde se observa parte del tenoide en la parte anterior (MPZ2009/1234b).

4. PALEOECOLOGÍA DE LOS PRIMEROS EQUINODERMOS

Existen numerosas estrategias que los primeros equinodermos utilizaron para alimentarse y para interaccionar con el sustrato. Las principales modificaciones que aparecen en sus planes corporales pueden explicarse, en parte, por el desarrollo de un modo de vida u otro. Existen formas libres como los carpoideos que vivieron apoyados sobre el sustrato. Los cincta presentan una forma de raqueta muy apta para la vida en fondos blandos. A lo largo de la evolución del grupo, los cincta desarrollaron túmulos ventrales que les permitieron elevar la teca sobre el sustrato. Su apéndice posterior lo utilizaban para estabilizar al organismo frente a las corrientes (Rahman y

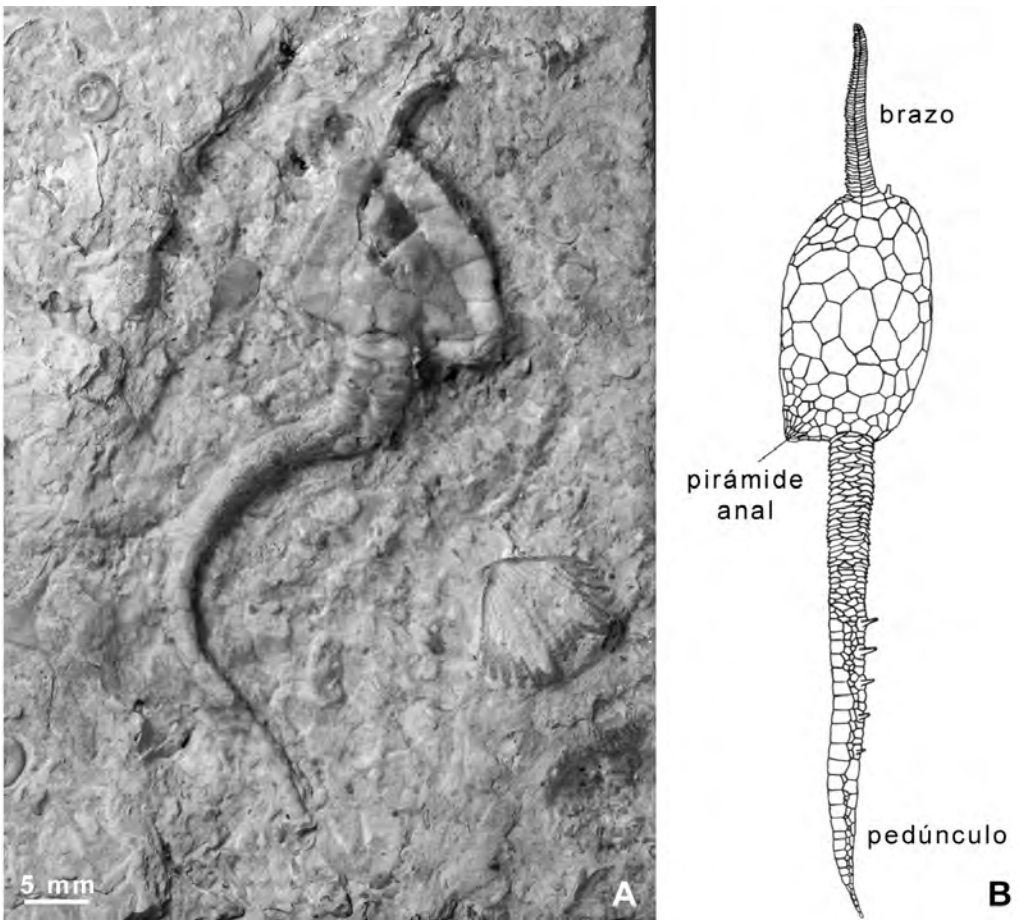

Figura 8. Clase Soluta. A. El soluto *Scalenocystites strimplei*, del Devónico inferior de Minnesota, Norte América (BMNH E7027). Fotografía por cortesía de Jorge Esteve (Universidad de Zaragoza). B. Reconstrucción del soluto *Castericystis vali*, del Cámbrico medio de Norte América (tomado de Ubaghs y Robison, 1985).

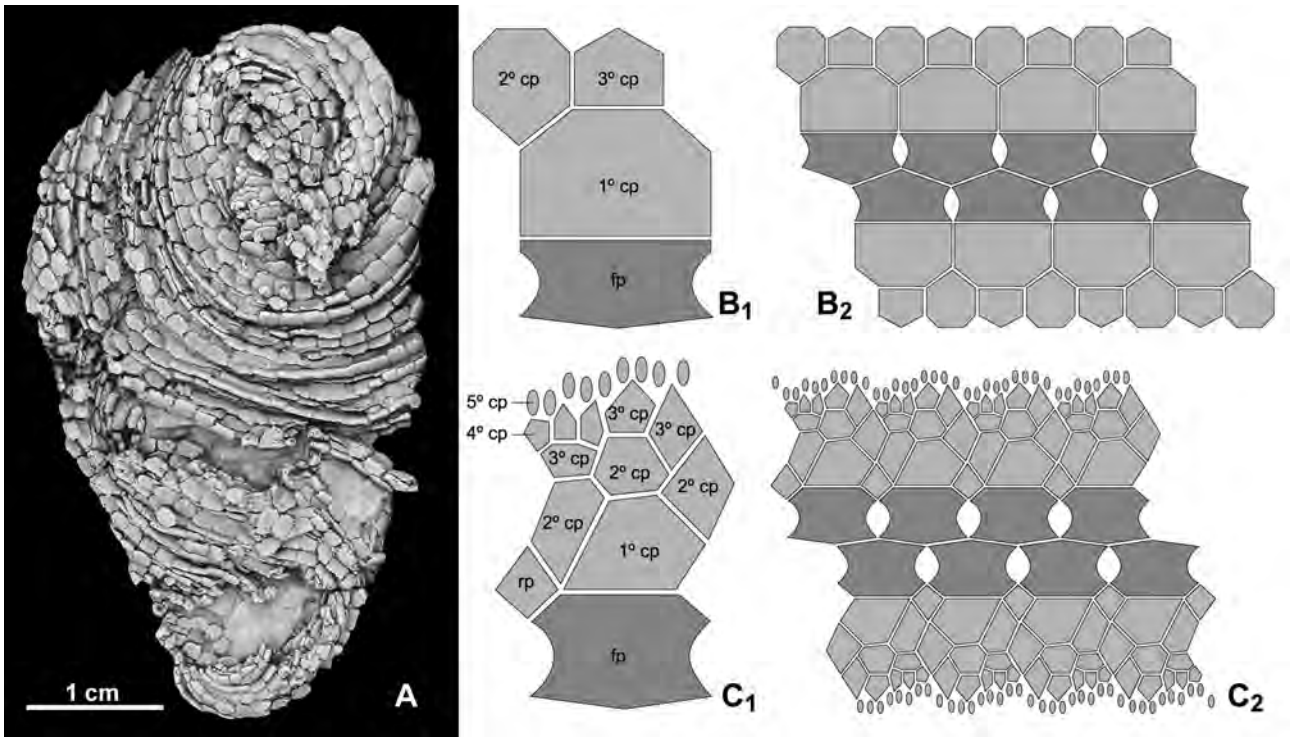

Figura 9. Clase Helicoplacoidea. A. Ejemplar del helicoplacoideo, *Helicoplacus gilberti* del Cámbrico inferior de Norte América, (BMNH E27094). B. Tipos de ambulacros descritos en helicoplacoideos (según Wilbur, 2006), el ambulacro de *Helicoplacus gilberti* (B1-2) es más simple y presenta menos series de placas coberteras que el de *Waucobella nelsoni* (C1-C2). Abreviaciones: series de placas coberteras (1º-5º cp), placas basales del ambulacro (fp), placas romboidales (rp).

Zamora, 2009) (Fig. 11). La alimentación se produciría a partir de la inyección de flujos de agua a través de la boca hacia el interior de la teca. Allí, una faringe interna captaría las partículas nutritivas. El sobrante de agua se expulsaba a través del opérculo (Friedrich, 1993; Smith, 2005; Zamora *et al.*, 2007b) Los tenocistoideos presentan una morfología muy parecida, y algunos autores han sugerido que su movimiento se realizaría por propulsión a chorro (Robison y Sprinkle, 1969), aunque otros descartan esta idea y los consideran principalmente sésiles (Rahman y Clausen, 2009). Se alimentaban captando partículas nutritivas en la interfase agua-sedimento mediante el tenoide (Fig. 11). Los estilóforos también son formas libres que se alimentaban filtrando el agua y captando partículas alimenticias cerca de la interfase agua-sedimento. Según la interpretación funcional de sus partes, el alimento lo capturarían mediante el paso del agua por una faringe interna, de forma análoga a los cincta (Smith, 2005). En este caso la boca se situaría en la parte opuesta al apéndice. La otra interpretación explica que la alimentación se producía utilizando el apéndice a modo de brazo, en cuyo caso la boca se situaría en la zona más proximal de la región distal del apéndice (Ubaghs, 1968; Lefebvre, 2003). Lo que parece estar claro es que el apéndice estaría relacionado en parte con la locomoción de estos organismos y así lo han demostrado unas pistas fósiles procedentes del Devónico de Alemania (Rahman *et al.* 2009) (Fig. 10). Los solutos tienen formas de vida más variadas, géneros como *Coleicarpus*, y los estadios juveniles de *Castericystis*, se fijaban a fragmentos de conchas por lo que eran sésiles. Los adultos de *Castericystis* (Fig. 11), y todos los taxones post-cámbricos tienen un modo de vida libre (vágil) con cierta capacidad de movimiento (Daley, 1995; 1996). El brazo situado en posición anterior lo utilizaban para captar el alimento, seguramente partículas orgánicas del sedimento en descomposición.

Los edrioasteroideos, eocrinoideos y helicoplacoideos son formas sésiles. Los edrioasteroideos vivían en el Cámbrico fijados directamente al sustrato (Fig. 11). La revolución de los sustratos cámbricos (Dornbos, 2006) obligó a estos taxones a buscar otras formas de fijación, como los restos de conchas o los "hardgrounds". Estos últimos empezaron a ser abundantes a partir del Ordovícico inferior proporcionando un nuevo nicho para ser colonizado. Hasta ahora se pensaba que los edrioasteroideos se cementaban a restos de conchas a partir del Ordovícico inferior, pero el reciente descubrimiento de los primeros isorófidos fijados a mudas de trilobites en las rocas del Cámbrico medio español, sugiere que estas estrategias comenzaron mucho antes de lo que se pensaba (Zamora y Smith, en revisión).

Los eocrinoideos cámbricos son formas que vivieron fijas a restos de conchas (Fig. 11) o directamente sobre el sustrato (Sprinkle, 1973; Lin *et al.*, 2008; Zamora *et al.*, 2009). Las braquiolas se utilizaban para captar el alimento mediante filtración. Existe un grupo, los lichenoididos, que aparentemente vivían apoyados directamente sobre el sustrato (Parsley y Prokop, 2004) (Fig. 11). No es descartable que algunos taxones introdujeran parte de la teca en el sedimento para fijarse (Dornbos, 2006)

Los helicoplacoideos vivían insertando uno de sus polos en el sustrato (Sprinkle y Wilbur, 2005) (Fig. 11), y captaban alimentos abriendo las placas coberteras de los ambulacros y enfrentándolos a las corrientes.

En resumen se puede hablar de cuatro estrategias utilizadas por los equinodermos cámbricos en relación al sustrato: formas libres como los carpoideos, que tienen una estrategia tipo raqueta de nieve, formas que viven permanentemente fijadas al sustrato mediante succión (algunos edrioasteroideos y eocrinoideos), formas que se fijan a restos de conchas (eocrinoideos y edrioasteroideos isorófidos) y formas que introducen parte de la teca en el sustrato (helicoplacoideos y algunos eocrinoideos).

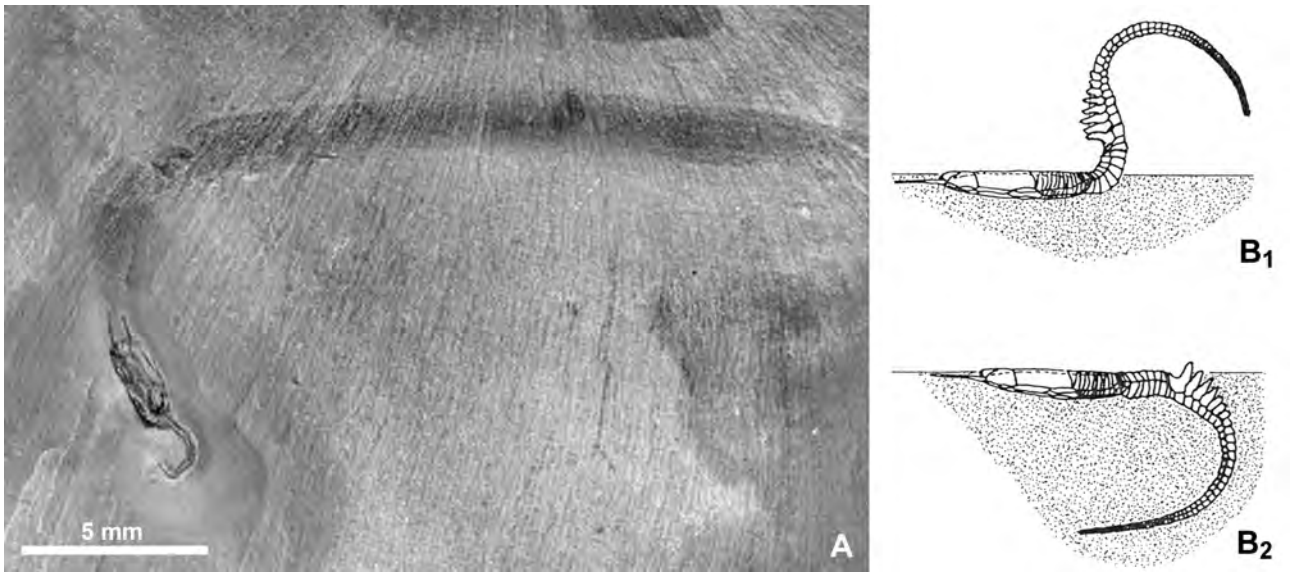

Figura 10. A. Ejemplar del estilóforo mitrado *Rhenocystis* que quedó atrapado tras dar sus últimos coletazos (Devónico inferior, Alemania) (BMNH E6648). Estos ejemplares sirvieron para demostrar que, al menos algunos estilóforos, usaban el apéndice para propulsarse. Cortesía del Prof. Dick Jefferies (Natural History Museum, Londres). B. Reconstrucción de dicho movimiento (Tomado de Sutcliffe *et al.* 2000).

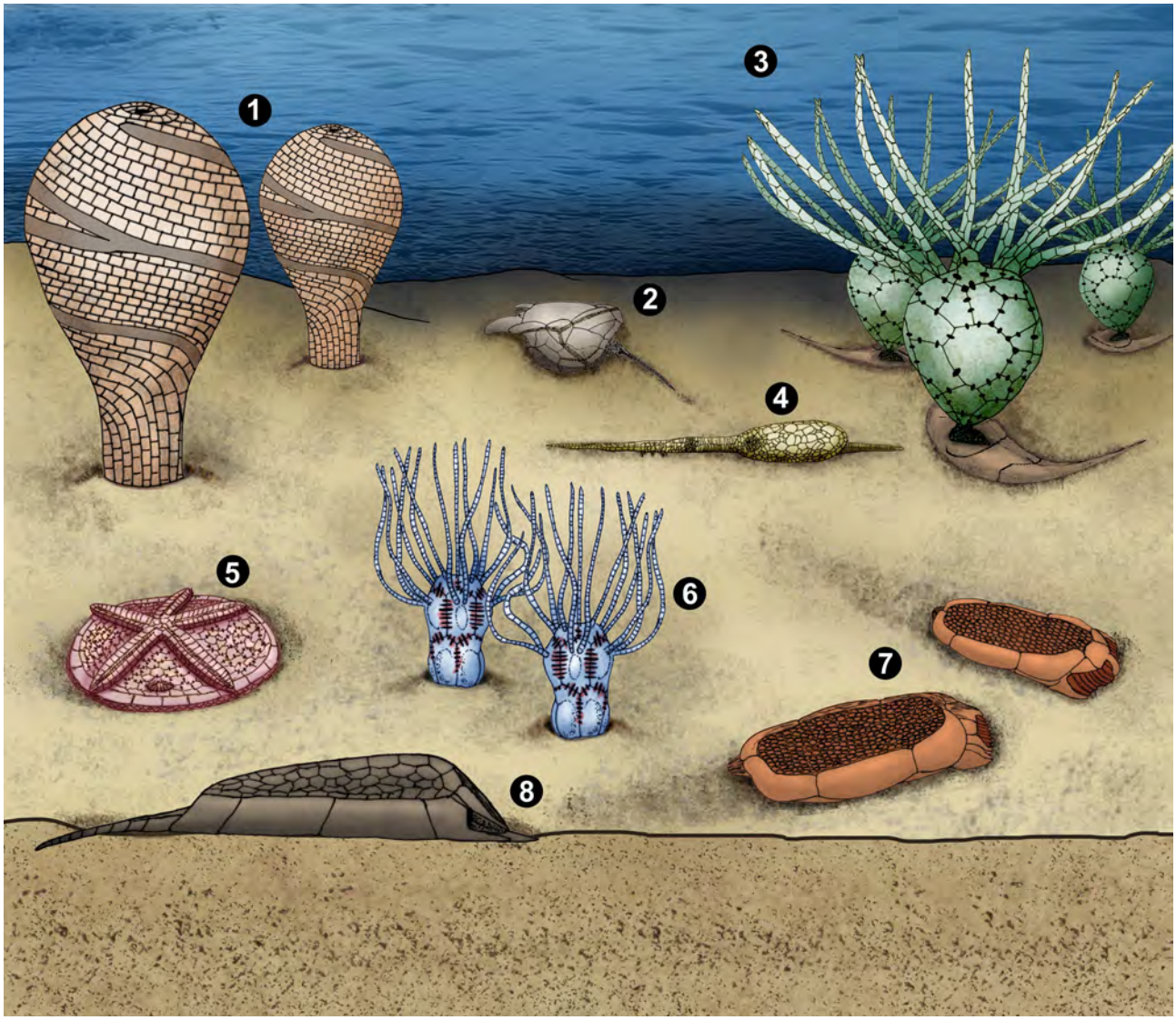

Figura 11. Reconstrucción de una comunidad de equinodermos del Cámbrico hipotética donde aparecen taxones de diferentes edades y distintas regiones geográficas. 1. Helicoplacoideo (*Helicoplacus*), 2. Estilóforo (*Ceratocystis*), 3. Eocrinoideo (*Gogia*), 4. Soluto (*Castericystis*), 5. Edrioasteroideo (*Cambraster*), 6. Eocrinoideo (*Lichenoides*), 7. Tenocistoideo (*Ctenocystis*), 8. Cincta (*Gyrocystis*).

Respecto al tipo de alimentación, los equinodermos cámbricos fueron filtradores o depositívoros. La principal diferencia entre los distintos equinodermos filtradores radica en la altura de la columna de agua que explotaban. Algunos carpoideos explotaban la interfase agua-sedimento captando partículas re-suspendidas, mientras que formas como eocrinoideos capturaban las partículas que caían verticalmente en suspensión. Los edrioasteroideos son formas filtrador s que captan alimento de la columna de agua a diferentes alturas. Los solutos, algunos estilóforos y quizás otros carpoideos capturaban partículas nutritivas sobre el sustrato (depositívoros o *deposit feeders*). Sobre los helicoplacoideos se sabe muy poco en este aspecto.

5. LOS PRIMEROS EQUINODERMOS

Los equinodermos presentan un registro fósil bastante completo, si lo comparamos con el que muestran otros filos animales, debido a la facilidad de fosilización de sus componentes calcíticos. Esto les permite ser unos buenos candidatos para establecer los cambios evolutivos sufridos desde sus primeros representantes.

El registro fósil de equinodermos comienza en el Cámbrico inferior con la primera aparición en Norte América de los helicoplacoideos y edrioasteroideos (Sprinkle, 1992). A estos les siguen los eocrinoideos (Durham, 1978), que también aparecen a la vez en otras regiones de Gondwana (Ubaghs y Vizcaino, 1990; Zhao *et al.* 2007; Hu *et al.*, 2007). La presencia en el Cámbrico medio de numerosos clados de equinodermos que están ampliamente distribuidos geográficamente (Sprinkle, 1992; Zamora, en prensa), sugiere fuertemente que muchos de estos clados debieron originarse durante el Cámbrico inferior, pero todavía no han sido encontrados. Esto nos advierte de lo incompleto que es el registro fósil de equinodermos en el Cámbrico inferior y de lo mucho que queda todavía por descubrir.

6. CONSIDERACIONES FINALES

Las formas de equinodermos cámbricas presentadas en este trabajo muestran un amplio rango de planes corporales. Todas estas formas se encuentran actualmente en discusión y no existe un consenso sobre su paleobiología o posición filogenética. Esto se debe principalmente a la ausencia de formas actuales parecidas y que permitan establecer comparaciones. Mientras que actualmente existen cinco clados pertenecientes a este filo, sólo en el Cámbrico existieron siete y durante el Ordovícico el número ascendió a treinta. Todavía no existe una explicación convincente para esta explosión de disparidad y su reducción posterior. Todos estos grupos tienen una gran importancia a la hora de reconstruir los primeros pasos en la evolución de los equinodermos, y los fósiles son la única herramienta que tenemos para ello.

7. AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución al Proyecto Consolider MURERO número CGL2006-12975/BTE del MEC de España-FEDER-EU y al Grupo Consolidado E-17 del Gobierno de Aragón. Agradezco a Isabel Pérez (MEC-FSE) las excelentes fotografías del material y su ayuda en la parte gráfica. Este trabajo está dedicado a todos aquellos que alguna vez picaron conmigo, codo con codo, en el frente de cantera.

8. BIBLIOGRAFÍA

Bell, B.M. 1976. A Study of North American Edrioasteroidea. *New York State Museum Memoir* 21, 446.

Bottjer, D.J., Davidson, E.H., Peterson, K.J. y Cameron, R.A. (2006): Paleogenomics of echinoderms. *Science*, 314, 956-960.

Cameron, C.B., Garey, J.R. y Swalla, B.J. (2000): Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97, 4469-4474.

Clausen, S. (2004): New Early Cambrian eocrinoids from the Iberian Chains (NE Spain) and their role in nonreefal benthic communities. *Eclogae geologicae Helveticae*. 97, 371-379.

Clausen, S. y Smith, A.B. (2005): Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora). *Nature*, 438, 351-354.

Daley, P. (1995): Anatomy, locomotion and ontogeny of the solute *Castericystis vali* from the Middle Cambrian of Utah. *Geobios*, 585-615.

Daley, P. (1996): The first solute, which is attached as an adult: a Mid-Cambrian fossil from Utah with echinoderm and chordate affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117, 405-440.

Delsuc, F., Brinkmann, H., Chourrot, D. y Philippe, H. (2006): Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of the vertebrates. *Nature*, 439, 965-968.

Donovan, S.K. y Paul, C.R.C. (1982): Lower Cambrian echinoderm plates from Comley, Shropshire, England. *Geological Magazine*, 119, 611-614.

Dornbos, S.Q. (2006): Evolutionary palaeoecology of early epifaunal echinoderms: Response to increasing bioturbation levels during the Cambrian radiation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 225-239.

Durham, J.W. (1967): Notes on the Helicoplacoidea and early echinoderms.*Journal of Paleontology*, 41, 97-102.

Durham, J.W. (1978): A lower Cambrian eocrinoid. *Journal of Paleontology*, 52, 195-199.

Durham, J.W., Caster, K.E., 1963. Helicoplacoidea: a new class of echinoderms. *Science*, 140, 820-822.

Friedrich, W.P. (1993): Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, 7, 190 pp.

Gil Cid, M.D. y Domínguez Alonso, P. (2002): *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. y sp., nuevo Eocrinoide (Echinodermata) del Cámbrico Medio del Norte de España. *Coloquios de Paleontología*, 53, 21-32.

Guensburg, T.E. y Sprinkle, J. (2007): Phylogenetic implications of the Protocrinoida: Blastozoans are not ancestral to crinoids. *Annales de Paléontologie*, 93, 277-290.

Hu, S.-X., Luo, H.-L., Hou, S.-G. y Erdtmann, B.D. (2007): Eocrinoid echinoderms from the Lower Cambrian Guanshan fauna in Wuding, Yunnan, China. *Chinese Science Bulletin*, 52, 717-719.

Lefebvre, B. (2003): Functional Morphology of Stylophoran Echinoderms. *Palaeontology*. 46, 511-555.

Lin, J.P., Ausich, W.I., Zhao, Y.L. y Peng, J. (2008): Taphonomy, palaeoecological implications, and colouration of Cambrian gogiid echinoderms from Guizhou Province, China. *Geological Magazine*, 145, 17-36.

Nardin, E. (2006) : A new species of *Gogia* from the Lower Cambrian of western Anti-Atlas (Morocco). *Journees G. Ubaghs, Biogeosciences, Université de Bourgogne. Dijon, Programme and Abstracts*, 49-50.

Parsley, R.L. y Prokop, R.J. (2004): Functional morphology and palaeoecology of some sessile Middle Cambrian echinoderms from Barrandian region of Bohemia. *Bulletin of Geosciences*, 79, 147-156.

Paul, C.R.C. (1988): The phylogeny of the cystoids. En: *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology* (C.R.C. Paul y A.B. Smith, eds.). Clarendon Press. Oxford, 199-213.

Philip, G.M. (1979): Carpoids - echinoderms or chordates? *Biological Reviews*, 54, 439-471.

Prado, C., De Verneuil, E. y Barrande, J. (1860) : Sur l'existence de la faune primordiale dans la chaîne cantabrique. *Bulletin de la Société géologique de France*. 2éme ser. 17, 516-554.

Rahman, I.A. y Clausen, S. (2009): Re-evaluating the palaeobiology and affinities of the Ctenocystoidea (Echinodermata). *Journal of Systematic Palaeontology*, 7, 413-426.

Rahman, I.A. y Zamora, S. (2009): The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157, 420-432.

Rahman, I.A., Jefferies, R.P.S., Südkamp, W.H. y Smith, R.D.A. (2009): Ichnological insights into mitrate palaeobiology. *Palaeontology,* 52, 127-138.

Robison, R.A. y Sprinkle, J. (1969): Ctenocystoidea: new class of primitive echinoderms. *Science*, 166, 1512-1514.

Ruta, M. (1999): A brief review of the stylophoran debate. *Evolution and Development*, 1, 123-135.

Sdzuy, K. (1993): Early Cincta (Carpoidea) from the Middle Cambrian of Spain. *Beringeria*, 8, 189-207.

Smith, A.B. (1984): Classification of the Echinodermata. *Palaeontology*, 27, 431-459.

Smith, A.B. (1985): Cambrian eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology*, 28, 715-756.

Smith, A.B. (2005): The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal*, 40, 255-280.

Sprinkle, J. (1973): *Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms*. Harvard University Museum of Comparative Zoology, Special Publication, 283 p.

Sprinkle, J. (1992): Chapter 11. Radiation of Echinodermata. En: *Origin and early evolution of the metazoa* (J. H. Lipps y P. W. Signor eds.). Plenum Press, New York, 375-398.

Sprinkle, J. y Wilbur, B.C. (2005): Deconstructing helicoplacoids: reinterpreting the most enigmatic Cambrian echinoderms. *Geological Journal*, 40, 281–293.

Sprinkle, J. y Collins, D. (2006): New eocrinoids from the Burgess Shale, southern British Columbia, Canada, and the Spence Shale, northern Utah, USA. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43, 303-322.

Sutcliffe, O.E., Südkamp, W.H., y Jefferies, R.P.S. (2000): Ichnological evidence on the behaviour of mitrates: two trails associated with the Devonian mitrate *Rhenocystis*. *Lethaia*, 33, 1-12.

Swalla, B. J. y Smith, A. B. (2008): Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 363, 1557-1568.

Ubaghs, G. (1968): Stylophora. *In*: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S, Echinodemata 1 (2)* (ed. R.C. Moore). The University of Kansas and the Geological Society of America, S495–S565.

Ubaghs, G. y Robison, R.A. (1985): A new homoiostelean and a new eocrinid from the Middle Cambrian of Utah. Lawrence, *University of Kansas Paleontological Contributions*, Paper 115, 24 p.

Ubaghs, G. y Vizcaïno, D. (1990): A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, 33, 259-256.

Wilbur, B.C. (2006): Reduction in the number of Early Cambrian helicoplacoid species. *Palaeoworld*, 15, 283-293.

Zamora, S. (en prensa): Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology.*

Zamora, S. y Álvaro, J.J. (en prensa): Testing for a decline in diversity prior to extintion: Languedocian (latest mid-Cambrian) distribution of cinctans (Echinodermata) in the Iberian Chains, NE Spain. *Palaeontology.*

Zamora, S. y Smith, A.B. (2008): A new Middle Cambrian cinctan (stem group echinoderm) from Spain convergent on stylophorans: palaeobiological implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53, 207-220.

Zamora, S. y Smith, A.B. (en revisión): The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids. *Acta Palaeontologica Polonica*.

Zamora, S., Liñán, E., Domínguez Alonso, P., Gozalo, R. y Gámez Vintaned, J.A. (2007a): A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities. *Annales de Paleontologie,* 93: 249-260.

Zamora, S., Liñán, E., Gámez Vintaned J.A., Domínguez Alonso, P. and Gozalo, R. (2007b): Nuevo carpoideo de la clase Cincta Jaekel, 1918 del norte de España: inferencias sobre la morfología funcional del opérculo. *Ameghiniana*, 44, 727-738.

Zamora, S., Gozalo, R. y Liñán, E. (2009): Middle Cambrian gogiid echinoderms from Northeast Spain: Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54, 253-265.

Zeng, L. y Swalla, B.J. (2005): Molecular phylogeny of the protochordates: chordate evolution. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 24-33.

Zhao, Y-L., Parsley, R.L. y Peng, J. (2007): Early Cambrian echinoderms from Guizhou Province, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 254, 317-327.

VIII EJIP

ENCISO - LA RIOJA

Organiza: Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de la Rioja, Centro Paleontológico de Enciso, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Grupo Aragosaurus, Universidad de Zaragoza.

Patrocina: Fundación Cidaris, Museo Paleontológico de Elche, Ministerio de Ciencia e Innovación, Ayuntamiento de Enciso, Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Fundación para el estudio de los Dinosaurios de Castilla y León, Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón, Geoterna S.L., Portsaurios S. L., Paleoymás S. L., Instituto de Cultura Juan Gil-Albert.

Colabora: Fundación Caja Rioja, Gobierno de La Rioja, Sociedad Española de Paleontología.